DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.161081

胥生荣, 张恩和, 马瑞丽, 王琦, 刘青林, 武睿. 干旱胁迫及复水对耐旱枸杞水力学特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(8): 1190−1197

Xu S R, Zhang E H, Ma R L, Wang Q, Liu Q L, Wu R. Hydraulic characteristics of *Lycium barbarum* L. seedlings under drought stress and re-watering conditions[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(8): 1190−1197

干旱胁迫及复水对耐旱枸杞水力学特性的影响*

胥生荣[1,3], 张恩和[1**], 马瑞丽[1], 王 琦[2], 刘青林[1], 武 睿[1]

(1. 甘肃农业大学农学院 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学草业学院 兰州 730070; 3. 古浪县林业局 武威 733100)

摘 要: 耐旱枸杞是西北干旱地区重要的经济作物, 为进一步明确枸杞水分运输特性, 提高农业生产潜力, 在甘肃省古浪县农业示范基地(37.09ºN, 102.79ºE)以 2 年生'宁杞 1 号'、'宁杞 5 号'和'蒙杞 1 号'3 个枸杞品种苗木为试验材料, 设计 3 个处理[N: 正常水分; M: 中度干旱; S: 重度干旱], 研究干旱胁迫对光合速率、气孔导度、冠层和根系导水率的影响, 以及干旱胁迫后复水对枝条导水率的影响。结果表明: 随着干旱程度增加, 枸杞冠层、枝条和根系导水率均下降, '宁杞 5 号'在干旱胁迫后植株导水率的减小和根系导水阻力在整个植株中所占比例的增大最显著; 通过拟合木质部脆弱性曲线发现, '宁杞 1 号'导水率损失 50%时木质部水势显著高于'宁杞 5 号'和'蒙杞 1 号'。枸杞叶片净光合速率和气孔导度与植株叶片导水速率具有显著相关性。干旱胁迫复水后植物生长主要取决于根系恢复吸水的能力, 干旱胁迫复水 4 d 后苗木导水率呈现不同程度的恢复, '蒙杞 1 号'导水率恢复速度最快, 并出现显著补偿效应, 恢复速度最慢的为'宁杞 5 号'。综合分析表明, 枸杞耐旱特性与导水能力有关, 根系导水对干旱胁迫的敏感性可以反映植株持续抗旱能力, 干旱胁迫复水后根系导水率恢复能力和补偿效应对植株在逆境条件下土壤水分利用具有显著影响, 调控根系导水率对于提高土壤水分利用率具有重要意义。

关键词: 枸杞; 干旱胁迫; 复水; 补偿效应; 导水率; 木质部栓塞

中图分类号: Q945.17; S567 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2017)08-1190-08

Hydraulic characteristics of *Lycium barbarum* L. seedlings under drought stress and re-watering conditions*

XU Shengrong[1,3], ZHANG Enhe[1**], MA Ruili[1], WANG Qi[2], LIU Qinglin[1], WU Rui[1]

(1. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. College of Grass Industry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 3. Gulang County Forestry Bureau, Wuwei 733100, China)

Abstract: *Lycium barbarum* L. is the main commercial crop across the arid lands in northwestern China, which is drought resistant with various functions, such as soil improvement, soil fertility enhancement. To determine water transport characteristics and increase the potential for agricultural productivity of *L. barbarum*, we conducted a pot experiment at the agricultural demonstration site in Gulang, Gansu Province (37.09ºN, 102.79ºE). The experiment consisted of 3 treatments — normal water application (N), moderate drought (M) and severe drought (S). The hydraulics characteristics of the canopy and root, photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (G_s) were monitored in 2-year-old seedlings of 'Ningqi 1', 'Ningqi 5' and 'Mengqi 1' varieties of *L. barbarum* during drought stress. The effect of re-watering after drought stress on the hydraulics characteristics of the shoot system was determined in

* 国家自然科学基金项目(41461062, 41161090)资助

** 通讯作者: 张恩和, 主要研究方向为根系营养和根际微生态节水农业。E-mail: zhangeh@gsau.edu.cn
胥生荣, 主要研究方向为作物根际微生态节水农业。E-mail: xushengrong888@163.com

收稿日期: 2016-11-29 接受日期: 2017-03-03

* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (41461062, 41161090).

** Corresponding author, E-mail: zhangeh@gsau.edu.cn

Received Nov. 29, 2016; accepted Mar. 3, 2017

the study. The results showed that hydraulic conductance of canopy, shoot and root gradually declined with increasing drought stress. Also hydraulic conductance of the plant decreased with increasing degree of drought stress and the ratio of root to plant (R_{root}/R_{plant}) hydraulic conductance resistance increased the most in 'Ningqi 5'. It was also noted that the canopy equation of xylem embolism vulnerability curve in *L. barbarum* seedlings and xylem water potential loss of hydraulic conductance was 50% in 'Ningqi 1', significant higher than those in 'Ningqi 5' and 'Mengqi 1'. Also there was a statistically significant correlation ($P < 0.05$) among specific hydraulic conductance of leaf ($K_{l,leaf}$) and stomatal conductance (G_s) as well as photosynthetic rate (P_n) of leaf of *L. barbarum*. The growth of plants after drought stress was largely determined by the ability of root system to absorb water following re-watering after 4 days of drought stress. The recovery of hydraulic conductance was fastest with the most obvious compensation effect of water transportation for 'Mengqi 1' and the slowest hydraulic conductance recovery for 'Ningqi 5'. The results suggested that drought-tolerate characteristics was associated with hydraulic conductance in *L. barbarum*. Hydraulic sensitivity of root to drought stress reflected a continuous capacity of plant to resist drought. The ability of the root system to recover from drought stress and compensation effect was critical for plant soil water utilization under adverse conditions. It was important to regulate the hydraulic conductance of roots for improvement of soil water use efficiency.

Keywords: *Lycium barbarum* L.; Drought stress; Re-watering; Compensation effect; Hydraulic conductance; Xylem embolism

干旱胁迫已成为影响生态农业发展，限制农作物生长发育和植物抗逆性充分发挥的主要因素。植物抗旱性是植物自身对干旱胁迫的适应和抵抗能力，受多种环境条件和基因调控制约[1]。木本植物具有发达的水分运输系统，能将土壤中的水分高效地运输到植物各器官，从而保证植株正常水分供应[2]。木质部导管运输是植物体水分从根系向地上部分运输的主要方式，木质部导管结构和栓塞发生直接影响植株水分运输和利用。干旱能够引起木质部导管形成栓塞，水分运输阻力增大，使水分运输能力降低，进而影响树体生长[3]，因此，维持植物体内根—茎—叶木质部水分运输系统连续性对于植物生长发育非常重要[4]。木质部导管栓塞发生和恢复的生理变化与植物抗旱特性具有一定关系。植物抗旱能力不一定仅表现在木质部抵抗导管栓塞发生的能力上，其他植物生理策略也可为抵抗木质部导管栓塞发生起一定协助作用[5]，例如叶片气孔张开和关闭，可减少体内水分蒸腾散失。

根系吸收是土壤水分进入植物体的主要方式，根系导水率可以表示逆境下植物水分关系变化[6]。土壤水分通过根系吸收进入植物体内，当土壤水分出现亏缺时，根系对土壤水分吸收能力直接影响着植株整体水分状态，而植物根系木质部导水能力也直接影响根系吸水能力，因此，根系导水率对土壤-植物-大气(SPAC)循环系统中水分运输利用起到关键作用。

干旱胁迫复水后植物生长主要取决于根系吸水能力的恢复，若恢复所需要时间缩短，则可提高植物生产力，植物根系水分吸收能力恢复与土壤水分胁迫程度和胁迫时间有关，Secchi 等[7]对毛果杨(*Populus trichocarpa*)研究发现，在适度水分胁迫下可快速修复栓塞，但在极端水分胁迫下栓塞修复时间较长，对根系水分吸收能力恢复影响显著；木质部栓塞及修复是植物内在调节机制，并不是自发过程，需要生理活动促进水分流向栓塞导管，因此与植物根系发育程度和根系活力等有关[8-11]。植物经历干旱胁迫后，一般胁迫解除，会产生一定的补偿效应，补偿效应可体现在根系生长、根系吸水，使根系吸收功能再次加强，从而成为植物抵抗干旱胁迫的一种适应性机制[12]。干旱胁迫解除后植株体内水分运输过程能否迅速恢复到胁迫前状态，成为评价植株抗旱性大小的重要依据[13]。

枸杞(*Lycium barbarum*)属于茄科(Solanaceae)多年生落叶灌木，其根系发达，具有抗热、抗旱、适应性强等特性，并具有改良土壤结构、提高土壤肥力、降低盐碱危害的作用，是治理荒漠化土地的优良树种。近年来，国内外有关枸杞水分利用研究很多，但有关枸杞水分体内运输的研究相对较少，且没有明确提出有关干旱地区枸杞水分运输利用特性。本试验采用盆内模拟干旱胁迫方式，通过分析在干旱胁迫和胁迫后复水条件下枸杞光合特性和植株水分运输特性变化，旨在系统了解干旱胁迫对枸杞水分运输和利用的影响，为在干旱半干旱地区建立枸杞标准化栽培和选育耐旱新品种提供重要科学依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料与试验设计

试验于 2016 年在甘肃省古浪县枸杞示范园(37.09°N, 102.79°E)内进行，以干旱地区主要栽培品种‘宁杞 1 号’、‘宁杞 5 号’和‘蒙杞 1 号’两年生盆栽苗木为供试材料。将试验材料栽种于直径 30 cm、高 45 cm 的生长桶中，每桶定植 1 株。栽植土壤为苗圃

内 0~20 cm 耕层土壤与细沙、基质按 3∶1∶1 的比例混匀而成，土壤有机质为 14.5 $g\cdot kg^{-1}$、硝态氮 38.1 $mg\cdot kg^{-1}$、铵态氮 1.34 $mg\cdot kg^{-1}$，速效磷 28.5 $mg\cdot kg^{-1}$、速效钾 396.9 $mg\cdot kg^{-1}$、土壤肥力均匀，最大持水量为 26.3%。

2016 年 8 月份，当苗木正处于生长旺盛阶段时，开始进行干旱处理，分别在田间持水量的 75%~80%(正常水分, N)、50%~55%(中度干旱, M)、40%~45%(重度干旱, S)进行水分胁迫处理。每处理设 10 个重复，采用随机区组排列，所有供试材料各项抚育管理措施均一致。用烘干法测定土壤初始含水量，控水期间用称重法检测各个处理土壤含水量。在进行干旱处理前常规灌溉的土壤含水量均达到饱和含水量的 75%以上，开始处理后，每天测定土壤含水量，当对照含水量低于 75%时即可灌水，使含水量保持在 75%~80%。干旱处理使土壤自然失水，待中度干旱和重度干旱处理土壤含水量达 50%~55%和 40%~45%时，继续保持稳定干旱胁迫状态 5 d，待第 6 d 开始测定各项指标，第 10 d 对干旱胁迫植株进行复水，使含水量达到 75%以上，于第 11 d 开始测定各项指标，在此期间使处理含水量保持在 75%以上。

当各处理土壤含水量(水分梯度)到达设定值后继续处理 5 d，待供试苗木生理状况稳定时，每个品种各水分胁迫梯度下选择 3 株长势一致、健康、无病虫害苗木，在树冠四周随机选取 3~5 片成熟叶片和直径 0.4~0.6 cm、长约 10 cm 当年生枝条测定光合作用和水力学特性等相关指标。

1.2 指标测定

水势测定：选取树冠成熟叶片和生长旺盛没有病虫害的一年生待测枝条用 MODEL-1000 型压力室(美国 PMS 公司)测定叶片和枝条水势。

叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)测定：在测定导水率前用 CIRAS-2 型(PP-system，英国)便携式光合系统，选取成熟、无病虫害叶片测定叶片净光合速率和气孔导度。

叶面积和直径测定：叶片面积用 Li3000 叶面积仪(LICOR 公司，美国)进行叶面积测定，枝条直径用精密数字游标卡尺测量。

导水率、导水阻力测定：用美国 Dynamax 公司生产的高压流速仪(high pressure flow meter, HPFM)进行田间原位测定。选取当年生枝条连接 HPFM 测枝条导水率(K_{shoot})；从地面以上 5 cm 截取地上部分测树冠导水率(K_{canopy})，然后剪去所有叶片测茎干导水率(K_{stem})；剪去地上部分后连接根系测根系导水率(K_{root})。绝对导水率(K_h)与相应导水阻力互为倒数($R=1/K_h$)，则有：$R_{canopy}=1/K_{canopy}$，$R_{stem}=1/K_{stem}$；植株导水阻力可以矢量运算，即植株冠层叶片导水阻力为 $R_{leaf}=R_{canopy}-R_{stem}$[4]。叶比导率(the leaf special conductivity, K_l)为单位叶面积(S_{leaf})的绝对导水率(K_h)，计算公式为：$K_l=K_h/S_{leaf}$。

木质部栓塞脆弱性曲线绘制：PLC(percentage loss of hydraulic conductivity)表示木质部导管栓塞程度大小，测定时将待测枝条在低压下测定初始导水率(P)，然后在压力大于 200 kPa 条件下冲刷 20 min 后，在高压下测定最大导水率(P_0)。枝条栓塞用导水损失率(PLC，%)来表示，每个品种各个水势下重复 5 次，计算公式为：

$$\mathrm{PLC}(\%)=(1-\frac{P}{P_0})\times 100 \tag{1}$$

1.3 数据分析及处理

采用 SPSS 17.0 统计分析软件对所得数据进行处理，首先对不同处理间进行方差分析，若差异显著，再进一步进行 LSD 多重比较，采用 SigmaPlot 10.0 进行作图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对枸杞植株导水率的影响

干旱胁迫使植株水势降低，引起木质部导管栓塞发生，导致枸杞各器官导水率出现不同程度降低。由图 1 可以看出，不同程度干旱胁迫后，‘宁杞 5 号’冠层导水率减小幅度最大，而‘宁杞 1 号’减小幅度最小；‘蒙杞 1 号’枝条和叶片导水率减小幅度最小。根系导水率在正常情况下‘宁杞 5 号’最大，达到 2.11×10^{-5} $kg\cdot MPa^{-1}\cdot s^{-1}$；中度干旱胁迫后，3 个枸杞品种根系导水率大致相等，差异不显著；重度干旱胁迫后，‘宁杞 1 号’根系导水率最大。‘宁杞 1 号’、‘宁杞 5 号’和‘蒙杞 1 号’在中度干旱和重度干旱胁迫后整个植株导水率分别减小到正常处理的 42.41%、39.76%、41.17%和 28.29%、25.68%、26.35%，整体植株导水率‘宁杞 5 号’减小比例最大。

2.2 干旱胁迫对枸杞不同器官导水阻力变化的影响

植物叶片、茎干和根系木质部结构存在差异，对干旱胁迫的响应也具有差异。由图 2 可以看出，干旱胁迫后，‘宁杞 5 号’根系导水阻力在整个植株中所占比率变化最显著，从正常灌水时期的 36.2%增大到重度干旱胁迫的 64.3%；其次是‘宁杞 1 号’，变化最小的是‘蒙杞 1 号’，根系导水阻力在整个植株中所

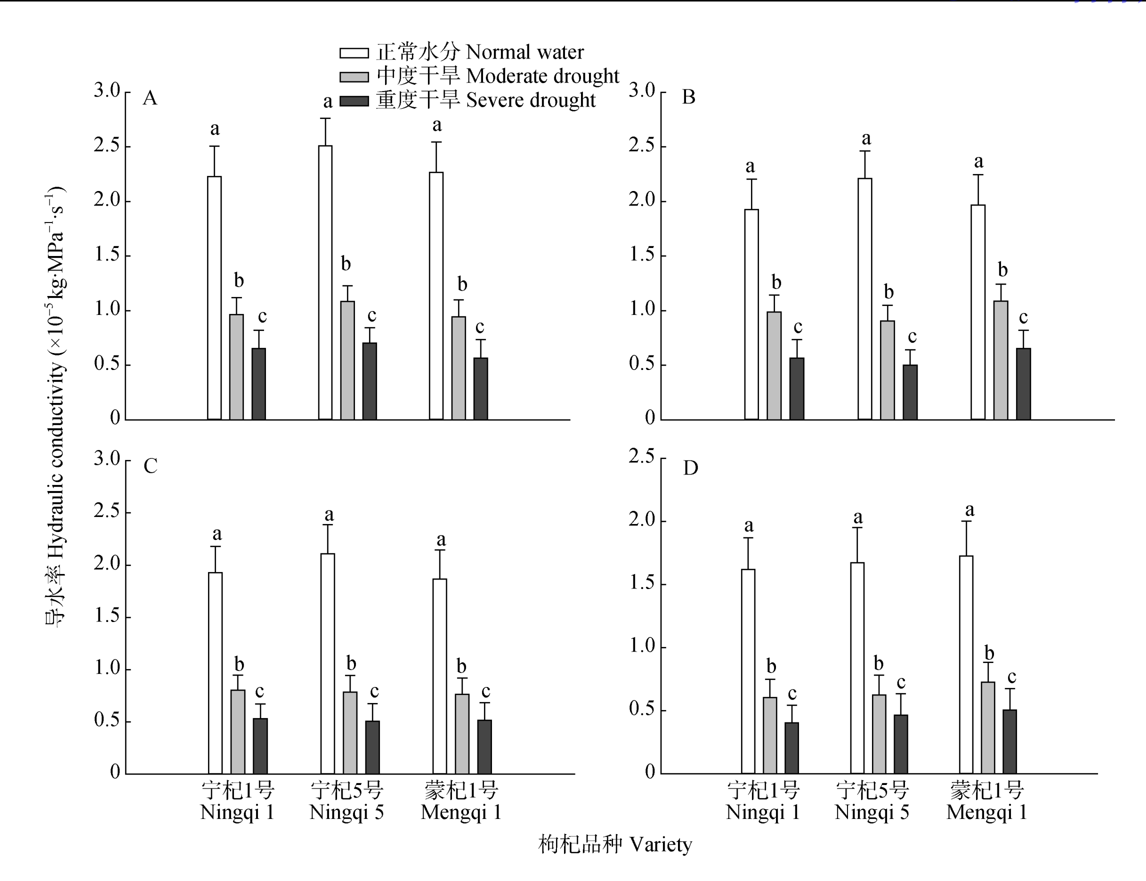


图 1　干旱胁迫对不同枸杞品种苗冠层(A)、枝条(B)、根系(C)和叶片(D)导水率的影响

Fig. 1　Effect of drought stress on hydraulic conductivities of canopy (A), shoot (B), root (C) and leaf (D) of seedlings of different *Lycium barbarum* varieties

同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。Different small letters mean significant differences at 0.05 level among treatments.

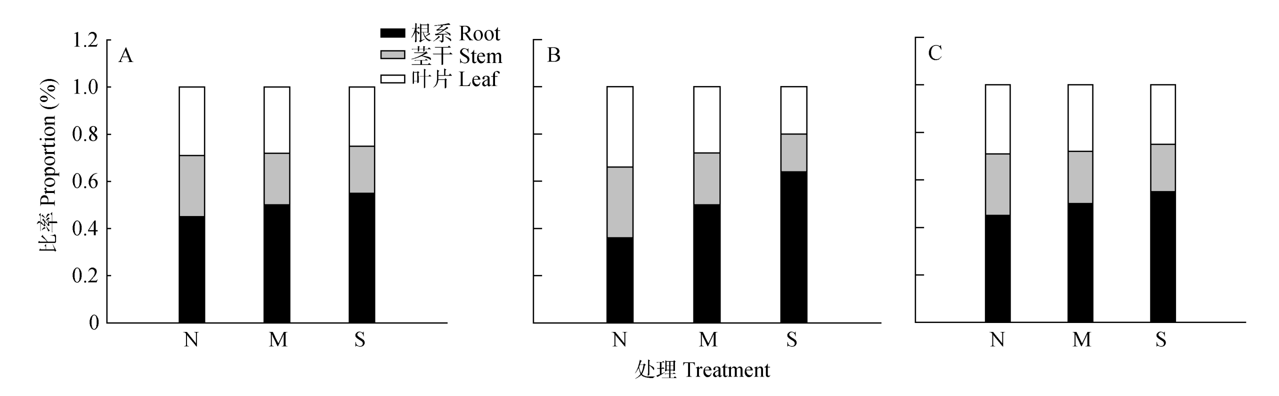


图 2　干旱胁迫对水同品种枸杞苗各器官导水阻力影响的差异

Fig. 2　Differences of effect of drought stress on hydraulic conductance resistance of each organ of seedlings of different *Lycium barbarum* varieties

A: 宁杞 1 号; B: 宁杞 5 号; C: 蒙杞 1 号; N: 正常水分; M: 中度干旱; S: 重度干旱。A: Ningqi 1; B: Ningqi 5; C: Mengqi 1; N: Normal water; M: Moderate drought; S: Severe drought.

占比率从 44.9%增大到 55.1%; 3 个枸杞品种在干旱胁迫后根系、树冠和叶片导水阻力都有增大, 但树冠和叶片导水阻力在整个植株中所占比率有所下降, 主要是由于根系导水阻力增大显著。

2.3　枸杞木质部栓塞脆弱性曲线

木质部导管栓塞程度与水势之间存在着紧密联系, 木质部栓塞脆弱性“脆弱曲线”(vulnerability curve, VC)可用来表示与木质部栓塞化程度与水势之间的关系。植物在不同程度水分胁迫条件下维持水分持续运输的能力可以用木质部导水率随水势变化规律来表示。植物都存在一个水势阈值, 当水势达到阈值时植物体内导水率会出现明显下降, 木质部导管栓塞程度明显增加, 阈值越高, 木质部导管栓塞脆弱性越大。图3为枸杞冠层木质部栓塞脆弱性

曲线，随着木质部水势降低，导水率有不同程度减小，不同枸杞品种导水率损失达到50%时的水势(P_{50})也不同。‘宁杞1号’与‘宁杞5号’和‘蒙杞1号’之间差异显著，而‘宁杞5号’与‘蒙杞1号’之间差异不显著，P_{50}最大的是‘宁杞5号’，最小的为‘宁杞1号’。

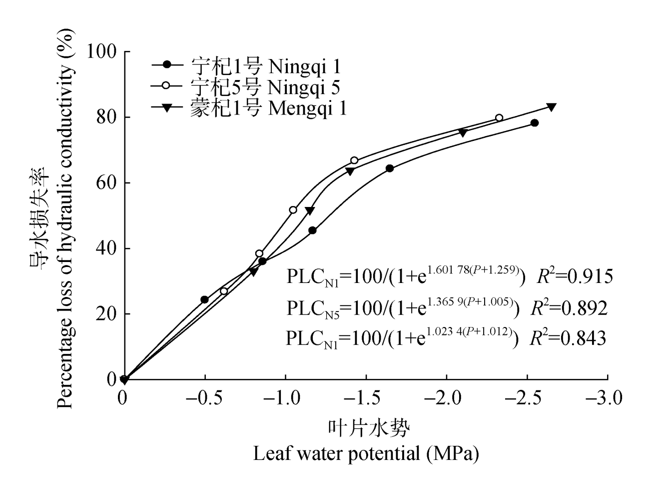


图 3　枸杞苗木冠层的木质部栓塞脆弱曲线

Fig. 3　Xylem embolism vulnerability curves of canopy of seedlings of different *Lycium barbarum* varieties

PLC_{N1}、PLC_{N5}和PLC_{M1}分别为‘宁杞1号’、‘宁杞5号’和‘蒙杞1号’枸杞苗冠层的木质部栓塞脆弱曲线方程。PLC_{N1}, PLC_{N5} and PLC_{M1} equations are equations of xylem embolism vulnerability of seedling canopies of *Lycium barbarum* varieties ‘Ningqi 1’, ‘Ningqi 5’ and ‘Mengqi 1’, respectively.

Pammenter等[14]提出栓塞脆弱性“气种假说”机理的S形指数方程，可以对植株木质部栓塞脆弱性曲线进行模拟，用PLC为50%时的相对应水势来衡量木质部栓塞脆弱性。脆弱性曲线计算方程如下：

$$PLC = \frac{100}{1 + e^{S(P - P_{50})/25}} \tag{2}$$

式中：P_{50}为导致50%导水率损失时木质部水势，S为在这一点上曲线的斜率，P为PLC相对应的瞬时水势。图3中为3个枸杞品种苗木冠层木质部栓塞脆弱性曲线方程，各品种木质部脆弱性曲线的显著性均为P<0.01，达到显著水平。依据P_{50}来评价木质部脆弱性大小，枸杞品种‘宁杞1号’、‘宁杞5号’和‘蒙杞1号’的P_{50}分别为−1.259 MPa、−1.005 MPa、−1.012 MPa，‘宁杞1号’的P_{50}与其余两种差异显著。

2.4　净光合速率和气孔导度与叶片叶比导率的关系

水分是植物叶片光合作用的原料物质，当水分亏缺时，植株一般在接近水分阈值时具有最大的气孔导度，当超过水分限制点时，植株为了防止水分散失影响植株正常生理活动而叶片气孔关闭，从而使叶片净光合速率(P_n)也降低[8]。通过对叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)与叶片叶比导率($K_{l,leaf}$)进行相关性分析，其相关系数分别达到0.763和0.797，均达显著水平(P<0.05)(图4)。

2.5　干旱胁迫后复水对枸杞枝条比导率的影响

当植物经过干旱胁迫复水达到适宜水分环境条件时，植物体各项生理活动和指标也逐渐恢复，可以减少干旱对植株造成的不良影响，这种恢复有时可以达到或超过正常生长环境条件下的植株，表现出明显的补偿或超补偿效应。图5是枸杞植株干旱胁迫复水后枝条比导率的恢复情况，可以看出，干旱胁迫复水后，3个枸杞品种枝条导水率均有不同速度恢复，复水第4 d，干旱胁迫处理的‘宁杞1号’和‘蒙杞1号’植株导水率已超过正常处理植株，出现补偿效应，而且‘蒙杞1号’重度干旱处理植株导水率已超过正常处理和中度干旱处理植株，达到正常处理的106.4%s; ‘宁杞5号’枝条比导率也已接近正常处理水平，分别达到正常处理的98.4%和97.1%。

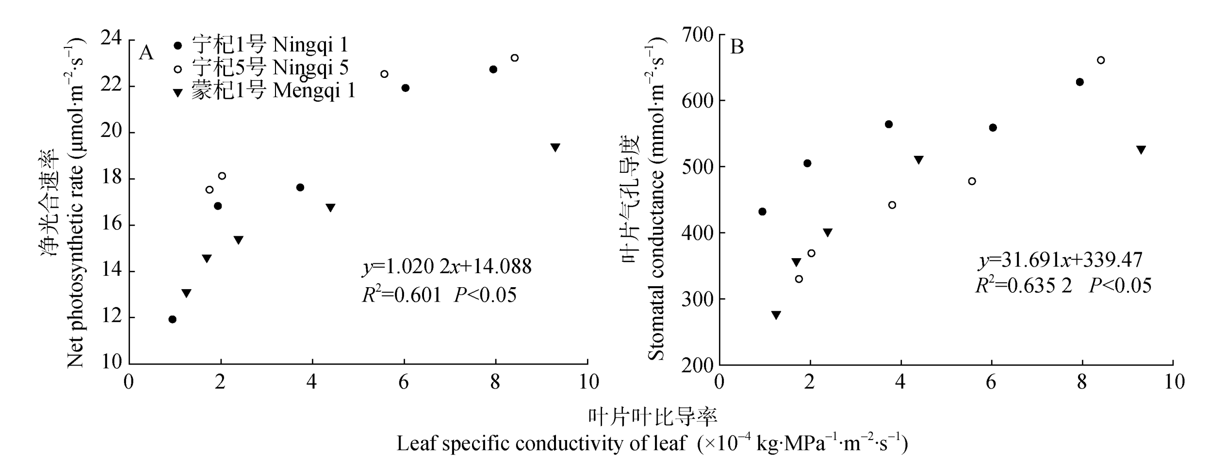


图 4　不同枸杞品种苗木净光合速率(A)和气孔导度(B)与叶片叶比导率的关系

Fig. 4　Relationships between specific hydraulic conductance of leaf ($K_{l,leaf}$) and photosynthetic rate (A), stomatal conductance (B) of seedling leaves of different *Lycium barbarum* varieties

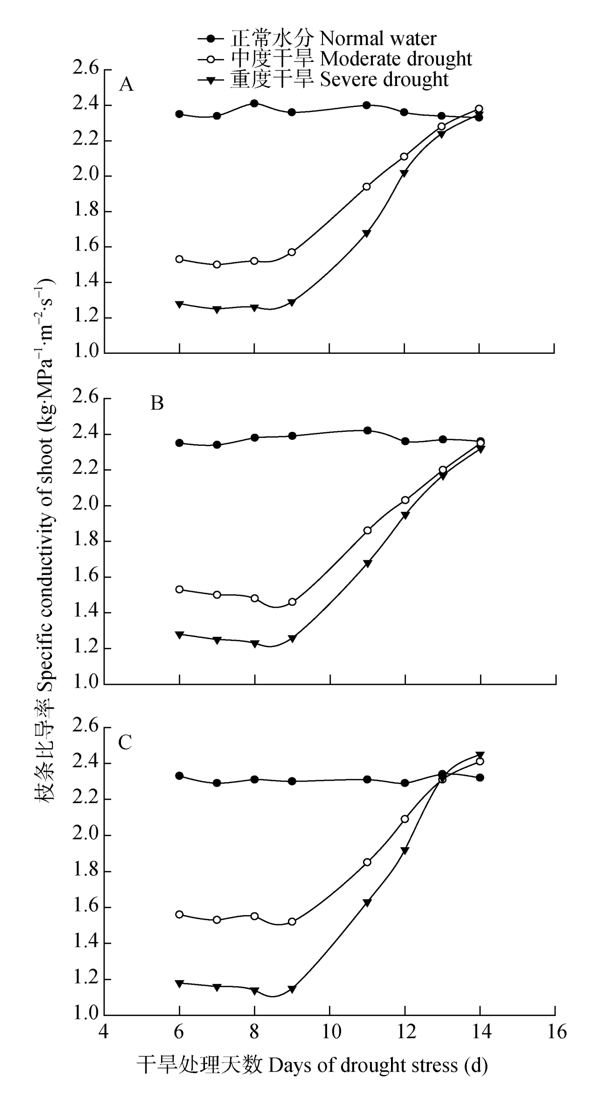


图 5　干旱胁迫复水后对不同枸杞品种苗木枝条比导率($K_{s,shoot}$)的影响

Fig. 5　Effect of re-watering after drought stress on specific conductivity of shoot ($K_{s,shoot}$) of seedling of different *Lycium barbarum* varieties

A: 宁杞 1 号; B: 宁杞 5 号; C: 蒙杞 1 号。A: Ningqi 1; B: Ningqi 5; C: Mengqi 1.

3　讨论

植株各器官或组织导水率(K_h)可以反映植株与环境之间水分吸收、运输的关系。木质部导管结构和分化程度都会影响木质部导水能力[15]。干旱胁迫会导致根系内部结构发生变化，空气经由纹孔膜进入充水管道导致木质部栓塞形成，或者由于内皮层和外皮层细胞的栓质化或木质化程度加快以及凯氏带细胞壁加厚，从而影响木质部导水能力[15]。不同程度干旱胁迫后，‘宁杞 5 号’冠层和根系导水率减小程度最大，而‘宁杞 1 号’减小程度最小；枝条和叶片导水率‘蒙杞 1 号’减小程度均最小。可能由于枸杞木质部导管和纹孔膜分化结构差异，或者细胞质膜上水通道蛋白(AQP)活性发生变化差异[15]，‘宁杞 5 号’皮层细胞或凯式带细胞壁结构变化最显著，‘宁杞 1 号’根系以及‘蒙杞 1 号’枝条和叶片木质部细胞结构变化最小，使枸杞植株在受到干旱胁迫后冠层、叶片、枝条和根系导水率变化程度出现差异。

根系是土壤水分进入植物体的最重要器官，对水分吸收有直接作用，可以用根系导水率来表示植物根系对土壤水分的吸收能力，从而直接反映出植物水分与土壤水分的关系[15]。Nardini 等[19]在研究时发现根系导水阻力是整个植株导水阻力的主要部分，逆境条件下根系是导水阻力升高的主要位置。本试验发现枸杞根系导水阻力在整个植株所占比例可以达到 36.2%~64.3%，是整个植株中导水阻力主要组成部分。干旱胁迫后，3 个枸杞品种苗木根系导水阻力在整个植株中所占比例均有不同程度增大，而‘宁杞 5 号’增大最显著。主要由于根系对水分胁迫的敏感性高于枝条和叶片，导致所占比值会随着水分胁迫变化而不同。由此可见，由于‘宁杞 5 号’植物根系结构差异或细胞质膜上水孔蛋白(AQP)活性对土壤水分供应状况最敏感，致使其根系导水阻力变化程度最大。引起根系导水阻力变化的可能性有很多，干旱胁迫时会引起根系外皮层细胞和内皮层细胞木栓化[20]，也会引起根细胞质膜上水通道蛋白发生变化，都可能是根系导水力对干旱胁迫敏感性的原因。

木质部脆弱性曲线表示植株木质部导水损失率与水势的关系，可以为研究植物在干旱胁迫条件下生理变化和抗旱耐旱能力提供一定理论依据[21]。植物木质部抗栓塞能力与抗旱性有密切关系，抗旱能力强的植物在植株低水势条件下仍有较高木质部导水能力[22-24]。本研究发现，枸杞导水率损失 50%时木质部水势依次为‘宁杞 1 号’<‘蒙杞 1 号’<‘宁杞 5 号’，根据以上理论可认为抗旱能力依次为‘宁杞 1 号’>‘蒙杞 1 号’>‘宁杞 5 号’，这与生产实践中表现特性基本一致。有研究认为，植物木质部栓塞脆弱性与抗旱性之间相互关系并不明显，不同植物对干旱胁迫具有不同抗旱策略，适当的木质部栓塞对植物抗逆反应具有一定协助作用，有可能是植物体节约水分的一种耐旱策略[25]，但木质部脆弱性可以在同种植物之间作为植株抗旱特性的研究指标。

植物通常在接近水分阈值时有最大气孔导度，当超过水分阈值时，植株会协调其生理活动来尽量降低干旱胁迫造成的伤害，关闭叶片气孔防止体内水分蒸腾散失，从而直接或间接影响着光合反应中心改变[26-27]。水分胁迫对光合作用影响主要与气孔

关闭有关，水分亏缺时光合速率降低，气孔关闭[28]。本研究发现枸杞叶片净光合速率和气孔导度与叶片叶比导率均有显著相关性，在水分亏缺情况下，植株通过调节叶片气孔关闭来减少水分散失，从而阻碍体内水势迅速降低和导水阻力迅速增大，防止木质部栓塞加剧，同时也会引起叶片净光合速率降低，叶片净光合速率大小可以在一定程度上体现叶片导水率大小。

在长期进化过程中，植物为了适应生长环境变化，形成了对逆境的适应能力，同时在逆境条件改善时，其生理功能可得到一定恢复，这种恢复有时可以达到或超过正常条件下生长的植株，表现出明显补偿或超补偿效应[29]。补偿效应是植物自身适应逆境条件的生理反应，是抗逆性表现。干旱胁迫复水后，'蒙杞 1 号'导水能力恢复最快，且最快出现显著补偿效应，'宁杞 5 号'恢复能力最慢。研究表明，适度水分胁迫可减缓玉米叶片和根系衰老，使水分和养分供给倾向于根系，使根系活力大大加强，保证对土壤水分吸收能力也会增强[30-31]。在酿酒葡萄栽培时适宜调亏灌溉既能显著提高水分生产效率，实现高效用水，又能提高果实品质[32]。由此可见，'蒙杞 1 号'根系活力在干旱胁迫复水后恢复能力最强，对干旱胁迫具有较强适应能力，而'宁杞 5 号'根系活力恢复活力较弱；适宜亏缺灌溉能够有效提高水分利用效率。

4 结论

当植株受到干旱胁迫后，植株水势降低，叶片气孔关闭，净光合速率减小，进而导致植株叶片导水率下降；枸杞植株木质部水力学结构对干旱胁迫的敏感性不同，木质部栓塞脆弱性和导水能力的变化与耐旱特性有关，'宁杞 5 号'木质部对干旱胁迫最敏感，受到干旱胁迫及胁迫复水后导水率变化最显著，相对'宁杞 1 号'和'蒙杞 1 号'不适宜在严重干旱缺水地区栽植；枸杞植株导水阻力主要来自于根系，而且根系在植株各器官中对干旱胁迫最敏感，调控根系导水率对于提高枸杞水分利用率具有重要意义，适宜水分亏缺处理和合理土壤含水量调控，可以促使补偿或超补偿效应发生，有效促进枸杞生长，提高缺水条件下土壤水分利用效率，促进枸杞耐旱潜力进一步发挥。

参考文献 References

[1] 杨启良, 张富仓, 刘小刚, 等. 环境因素对植物导水率影响的研究综述[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(2): 456–461
Yang Q L, Zhang F C, Liu X G, et al. Research progress in plant hydraulic conductance under different environmental factors[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2011, 19(2): 456–461

[2] Meinzer F C, McCulloh K A. Xylem recovery from drought-induced embolism: Where is the hydraulic point of no return?[J] Tree Physiology, 2013, 33(4): 331–334

[3] Tyree M T, Zimmermann M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap[M]. 2nd ed. Berlin: Springer, 2002

[4] Ogasa M, Miki N H, Murakami Y, et al. Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species[J]. Tree Physiology, 2013, 33(4): 335–344

[5] De Dios Miranda J, Padilla F M, Martínez-Vilalta J, et al. Woody species of a semi-arid community are only moderately resistant to cavitation[J]. Functional Plant Biology, 2010, 37(9): 828–839

[6] Mu Z X, Zhang S Q, Zhang L S, et al. Hydraulic conductivity of whole root system is better than hydraulic conductivity of single root in correlation with the leaf water status of maize[J]. Botanical Studies, 2006, 47(2): 145–151

[7] Secchi F, Zwieniecki M A. Sensing embolism in xylem vessels: The role of sucrose as a trigger for refilling[J]. Plant, Cell & Environment, 2011, 34(3): 514–524

[8] Lo Gullo M L, Nardini A, Salleo S, et al. Changes in root hydraulic conductance (K_R) of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation[J]. New Phytologist, 1998, 140(1): 25–31

[9] 刘晓英, 罗远培. 水分胁迫后复水冬小麦根系吸水的恢复[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(4): 16–20
Liu X Y, Luo Y P. Recovery of root water uptake of winter wheat after water stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2002, 10(4): 16–20

[10] Secchi F, Zwieniecki M A. Down-regulation of plasma intrinsic protein1 aquaporin in poplar trees is detrimental to recovery from embolism[J]. Plant Physiology, 2014, 164(4): 1789–1799

[11] 金鹰, 王传宽, 周正虎. 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题[J]. 植物生态学报, 2016, 40(8): 834–846
Jin Y, Wang C K, Zhou Z H. Mechanisms of xylem embolism repair in woody plants: Research progress and questions[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(8): 834–846

[12] 山仑. 旱地农业技术发展趋向[J]. 中国农业科学, 2002, 35(7): 848–855
Shan L. Development trend of dryland farming technologies[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2002, 35(7): 848–855

[13] 王丁, 杨雪, 韩鸿鹏, 等. 干旱胁迫及复水条件下刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)苗木水分运输过程中的补偿现象[J]. 干旱区资源与环境, 2015, 29(2): 61–66
Wang D, Yang X, Han H P, et al. Compensation effect of water transportation process in black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) seedlings under the conditions of drought and rewatering[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2015, 29(2): 61–66

[14] Pammenter N W, Van Der Willigen C. A mathematical and

statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation[J]. Tree Physiology, 1998, 18(8/9): 589–593

[15] 安锋, 张硕新, 赵平娟. 8 种木本植物木质部栓塞变化与生理生态指标关系的研究Ⅰ. 与植物木质部水势的关系[J]. 西北植物学报, 2005, 25(8): 1595–1600
An F, Zhang S X, Zhao P J. Relations between xylem embolisms and physiological indexes in eight woody plants Ⅰ. relationships with xylem water potentials[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(8): 1595–1600

[16] 安锋, 张硕新. 7 种木本植物根和小枝木质部栓塞的脆弱性[J]. 生态学报, 2005, 25(8): 1928–1933
An F, Zhang S X. Studies of roots and shoots vulnerability to xylem embolism in seven woody plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(8): 1928–1933

[17] 姚立民, 李伏生, 申孝军, 等. 土壤因素对根系导水率影响的研究进展[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2011, 39(5): 65–72
Yao L M, Li F S, Shen X J, et al. Research progress on soil factors affecting root hydraulic conductance[J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2011, 39(5): 65–72

[18] 张国娟, 魏永胜, 赵泽茹. 不同水分及钾水平对烟草根、茎水导特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(1): 142–146
Zhang G J, Wei Y S, Zhao Z R. Effect of different water and potassium levels on root and stem hydraulic conductivity of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2010, 28(1): 142–146

[19] Nardini A, Gascó A, Raimondo F, et al. Is rootstock-induced dwarfing in olive an effect of reduced plant hydraulic efficiency?[J]. Tree Physiology, 2006, 26(9): 1137–1144

[20] North G B, Nobel P S. Hydraulic conductivity of concentric root tissues of *Agave deserti* Engelm. under wet and drying conditions[J]. New Phytologist, 1995, 130(1): 47–57

[21] Gascó A, Nardini A, Raimondo F, et al. Hydraulic kinetics of the graft union in different *Olea europaea* L. scion/rootstock combinations[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 60(2): 245–250

[22] 慕自新, 张岁岐, 梁爱华, 等. 玉米整株根系水导与其表型抗旱性的关系[J]. 作物学报, 2005, 31(2): 203–208
Mu Z X, Zhang S Q, Liang A H, et al. Relationship between maize root hydraulic conductivity and drought resistance[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(2): 203–208

[23] Ennajeh M, Tounekti T, Vadel A M, et al. Water relations and drought-induced embolism in olive(*Olea europaea*) varieties 'Meski' and 'Chemlali' during severe drought[J]. Tree Physiology, 2008, 28(6): 971–976

[24] Cochard H, Barigah S T, Kleinhentz M, et al. Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus species*?[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(9): 976–982

[25] 木巴热克·阿尤普, 陈亚宁, 郝兴明, 等. 极端干旱环境下的胡杨木质部水力特征[J]. 生态学报, 2012, 32(9): 2748–2758
Ayoupu M, Chen Y N, Hao X M, et al. Xylem hydraulic traits of *Populus euphratica* Oliv. in extremely drought environment[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(9): 2748–2758

[26] 郑国琦, 赵猛, 张磊, 等. 灌水量对枸杞根茎次生木质部结构和组成的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(11): 2170–2176
Zheng G Q, Zhao M, Zhang L, et al. Structures and compositions of root and stem secondary xylem anatomy of *Lycium barbarum* with different irrigation amounts[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(11): 2170–2176

[27] 安玉艳, 郝文芳, 龚春梅, 等. 干旱–复水处理对杠柳幼苗光合作用及活性氧代谢的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3047–3055
An Y Y, Hao W F, Gong C M, et al. Effects of drying and re-watering on the photosynthesis and active oxygen metabolism of *Periploca sepium* seedlings[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(12): 3047–3055

[28] 张孝华. ABA 在干旱胁迫下玉米叶片细胞耐氧化胁迫中的作用及其与 MAPK 的关系[D]. 南京: 南京农业大学, 2008: 10–14
Zhang X H. The protecive role of ABA in celluar oxidative damage and its relation with MAPK in Maize seedlings under drought stress[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008: 10–14

[29] Upadhyaya H, Panda S K, Dutta B K. Variation of physiological and antioxidative responses in tea cultivars subjected to elevated water stress followed by rehydration recovery[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2008, 30(4): 457–468

[30] 王丁, 杨雪, 韩鸿鹏, 等. 干旱胁迫及复水对刺槐苗水分运输过程的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2015, 39(1): 67–72
Wang D, Yang X, Han H P, et al. The impact of drought and rewatering on water transportation process of *Robinia pseudoacacia* L. seedling[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2015, 39(1): 67–72

[31] 梁爱华, 马富裕, 梁宗锁, 等. 旱后复水激发玉米根系功能补偿效应的生理学机制研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(4): 58–64
Liang A H, Ma F Y, Liang Z S, et al. Studies on the physiological mechanism of functional compensation effect in maize root system induced by re-watering after draught stress[J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Sciences Edition, 2008, 36(4): 58–64

[32] 邓浩亮, 孔维萍, 张恒嘉, 等. 不同生育期调亏灌溉对酿酒葡萄耗水及果实品质的影响[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(9): 1196–1205
Deng H L, Kong W P, Zhang H J, et al. Effect of regulated deficit irrigation at different growth stages on water consumption and fruit quality of wine grape[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(9): 1196–1205